Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über einige Konvergenzerscheinungen bei triadischen Ammoneen

von

Prof. **C. Diener.**

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Oktober 1905.)

Es ist eine seit langer Zeit bekannte Tatsache, daß in den Ammonitenfaunen verschiedener geologischer Epochen gelegentlich Formen auftreten, die durch eine überraschende Ähnlichkeit in ihrer äußeren Gestalt auffallen, ohne daß ein genetisch engerer Zusammenhang zwischen denselben angenommen werden könnte.

E. v. Mojsisovics sieht speziell bei den triadischen Ammonitiden geradezu »eine Fehlerquelle für phylogenetische Zusammenstellungen darin, daß verschiedene Stämme zu verschiedenen Zeiten in ganz ähnlicher Weise abändern«.[1] Es braucht hier nur darauf hingewiesen zu werden, daß bei den Ammoniten mit annähernd glatter Schale der einfach röhrenförmige und der globose, enggenabelte Typus mit ganz gleichen Merkmalen zu sehr verschiedenen Zeiten und bei keineswegs phylogenetisch verbundenen Stämmen wiederkehren. Ein devonisches *Tornoceras*, ein carbonisches oder permisches *Popanoceras*, ein triadischer *Arcestes* oder *Didymites* sind nach der Beschaffenheit ihres Gehäuses ohne Kenntnis der allerdings sehr erheblich abweichenden Suturlinien nicht zu unterscheiden. Wie nahe *Lytoceras* in seinen äußeren Merkmalen gewissen devonischen Clymenien und Goniatiten *(Mimoceras, Gephyroceras)* steht, ist bereits von E. v. Mojsisovics[2] betont

[1] E. v. Mojsisovics, Vorläufige, kurze Übersicht der Ammonitengattungen der mediterranen und juvavischen Trias. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanstalt, 1879, p. 137.

[2] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl der k. k. Geol. Reichsanstalt, VI/1, p. 31.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

worden. In allen diesen Fällen handelt es sich lediglich um Konvergenzerscheinungen, da ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen den genannten Typen nicht nachweisbar, sogar im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, wobei allerdings die Frage außer Betracht bleiben muß, ob jene weitgehende Übereinstimmung in den äußeren Merkmalen auf Anpassung an bestimmte, die Form und Oberflächenbeschaffenheit der Schale beeinflussende Verhältnisse zurückgeführt werden darf.

Viel auffallender als derartige Übereinstimmungen in der Schalenform skulpturloser Ammoniten sind gewisse Konvergenzen, die zwischen einigen Ammonitengattungen mit zum Teil sehr hoch entwickelter Ornamentierung bestehen. Ich habe in den letzten zwölf Jahren auf Grund der Bearbeitung eines sehr umfangreichen Cephalopodenmaterials aus der Trias des Himalaya eine nicht geringe Anzahl solcher Konvergenzen von sehr mannigfaltiger Art und Bedeutung kennen gelernt. Das faunistische Material, auf das sich die hier mitgeteilten Beobachtungen stützen, ist in den Bänden II und V der XV. Serie der Palaeontologia Indica (Memoirs of the Geological Survey of India, Himálayan Fossils) beschrieben und zur Abbildung gebracht. Auf die in diesen beiden Bänden enthaltenen Monographien der Faunen der unteren Trias, des Muschelkalkes und der Tropitenkalke von Byans muß bezüglich aller Details und auch der Abbildungen der hier zitierten Formen verwiesen werden.

In eine erste Reihe von Konvergenzerscheinungen gehört die überraschende Ähnlichkeit des Gehäuses einiger triadischen Ammonitenformen mit solchen des Lias und Jura.

Das auffallendste Beispiel für diese Art von Konvergenz bietet eine Ammonitenform aus den Tropitenkalken von Kalapani, die ich in dem ersten Teile des fünften Bandes der Himálayan Fossils unter dem Namen *Tropiceltites arietitoides* beschrieben und (Pl. III, Fig. 12) abgebildet habe. Von den alpinen Vertretern der Gattung *Tropiceltites* unterscheidet sich die indische Art allerdings nicht unerheblich durch ihre bedeutende Größe. Während alle Hallstätter Repräsentanten von *Tropiceltites*, wie *T. arietitiformis* v. Mojsisovics (Cephalopoden der Hallstätter Kalke, Abhandlung der k. k. Geol. Reichs-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

anstalt, VI/2, p. 385, Taf. CXXI, Fig. 39, 40) oder *T. minimus* E. v. Mojsisovics (ibidem, p. 385, Taf. CXXI, Fig. 42), die man speziell zu einem Vergleiche heranziehen könnte, Zwergformen sind, deren Durchmesser eine Länge von 25 *mm* nicht überschreitet, erreicht das Originalexemplar des *T. arietitoides* vor Kalapani einen Durchmesser von 69 *mm* bei einer Windungshöhe von 16·5 *mm*. Wäre dieses Stück in Schichten von liasischem Alter gefunden worden, so würde wohl niemand Bedenken tragen, dasselbe mit einer Spezies der Gattung *Arietites* Waagen (im weiteren Sinne) zu identifizieren. *Ammonites longidomus* Quenstedt (Die Ammoniten des schwäbischen Jura, I., p. 50, Taf. VI, Fig. 1, 2) aus dem unteren Lias von Württemberg gleicht der indischen Art durchaus, sowohl in Bezug auf die Involutionsverhältnisse des Gehäuses als im Besitze eines hohen, von tiefen Externfurchen begleiteten Mittelkiels, der schon bei einem Schalendurchmesser von 13 *mm* deutlich entwickelt ist, und einer aus scharfen, einfachen, in der Umbilikalregion kräftig hervortretenden Rippen bestehenden Lateralskulptur. Erst die Untersuchung der der Beobachtung nur sehr schwer zugänglichen Suturlinie überzeugte mich davon, daß von einer Verwandtschaft dieses Ammoniten mit den liasischen *Arietidae* trotz der überraschenden äußeren Ähnlichkeit keine Rede sein könne. Die Loben, soweit sie überhaupt sichtbar gemacht werden konnten, erwiesen sich als ceratitisch, somit sehr weit abweichend von dem reich zerschlitzten Lobentypus von *Arietites*.

Kaum weniger auffallend ist die äußere Ähnlichkeit eines anderen Ammoniten mit ceratitischen Loben aus den Tropitenkalken von Kalapani mit jurassischen Harpoceraten. Es handelt sich hier um jene Art, die von E. v. Mojsisovics als *Thisbites Meleagri* (Upper triassic Cephalopoda, Himálayan Foss., Vol. III, Pt. 1, p. 56, Pl. XIV, Fig. 10) beschrieben wurde. E. v. Mojsisovics hatte nur innere Kerne von sehr kleinen Dimensionen zur Verfügung. Erwachsene, mit Wohnkammern versehene Exemplare, wie ich sie in der Monographie der Fauna des Tropitenkalkes, Pl. XI, Fig. 17, abgebildet habe, erreichen eine viel erheblichere Größe und entfernen sich dadurch einigermaßen von den alpinen Vertretern der Untergattung *Thisbites*, die aus-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nahmslos Zwergformen sind. Die einfach ceratitischen Loben mit den ganzrandigen Sätteln und die kurze Wohnkammer gestatten unschwer eine Unterscheidung von *Eutomoceras* Hyatt, mit dem ebenfalls eine gewisse äußere Ähnlichkeit besteht. Die Flanken tragen zahlreiche, bald gröbere, bald zartere Sichelrippen. Der scharfe, deutlich abgesetzte Mediankiel entspringt, wie bei *Lioceras* oder *Hypolioceras,* aus einer verhältnismäßig breiten Externseite.

Auf die Involutionsverhältnisse und auf die Flankenskulptur beschränkt sich die in dieser Richtung allerdings sehr auffallende morphologische Ähnlichkeit der Untergattung *Trachypleuraspidites* mit Vertretern des jurassischen Genus *Reineckia. Trachypleuraspidites Griffithi* aus dem Tropitenkalk von Byans (vergl. die Abbildungen Pl. VI, Fig. 3, Pl. XI, Fig. 26) zeigt im Jugendstadium einfache Flankenrippen, die weiter außen in kräftigen Lateralknoten sich gabeln und auf der Externseite durch eine Furche unterbrochen sind. Allerdings ist diese Furche bei *Trachypleuraspidites* nicht einfach wie bei *Reineckia*, sondern durch zwei Längskiele geteilt.

Alle bisher aufgezählten Konvergenzerscheinungen beschränken sich auf Übereinstimmungen in der äußeren Gestalt und den Skulpturverhältnissen des Gehäuses, während tiefgreifende Unterschiede im Bau der Suturlinien sofort die genetische Verschiedenheit der morphologisch ähnlichen Formen erkennen lassen. In diese Gruppe von Konvergenzen gehören auch die Ähnlichkeiten von *Celtites* mit *Psiloceras*, von *Sibirites* mit *Peltoceras*, von *Tropites* mit *Pseudotropites.*[1]

Einen einigermaßen abweichenden Charakter trägt die seit langem bekannte Konvergenz zwischen den Ägoceratiden des Lias und der triadischen Ammonitengattung *Gymnites* Mojs. Waagen[2] hatte ursprünglich bei der Aufstellung der Gattung *Aegoceras* außer den Capricorniern, Psilonoten und Angulaten Quenstedt's zu diesem Genus auch einige triadische Ammo-

[1] F. Waehner, Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in den nordöstlichen Alpen, VII. Teil, Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns etc. IX. Bd., 1895, p. 24.

[2] W. Waagen, Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Geognost. pal. Beiträge von Benecke etc., II., p. 247.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

niten wie *A. incultus* gerechnet, für die E. v. Mojsisovics im Jahre 1882 den neuen Gattungsnamen *Gymnites* in Vorschlag brachte.[1] Hyatt[2] ist so weit gegangen, den Waagenschen Gattungsnamen *Aegoceras* auf die Formenreihe des *Ammonites incultus* Beyrich beschränken zu wollen, obwohl Waagen bei der Aufstellung seines neuen Genus in erster Linie die Capricornier im Auge hatte. Ich glaube nicht, daß irgend ein Paläontologe, der sich mit dem Studium mesozoischer Ammoniten beschäftigt, Hyatt in dieser Fassung des Genus *Aegoceras* und der Familie der *Aegoceratidae* zu folgen geneigt sein dürfte.

Über die systematische Stellung von *Gymnites*, der ursprünglich mit den Psilonoten in Zusammenhang gebracht worden war, sind die Meinungen heute wohl nicht mehr geteilt. E. v. Mojsisovics stellt jede phylogenetische Beziehung zwischen *Gymnites* und den *Aegoceratidae* Neumayr's entschieden in Abrede. Er weist auf die Tendenz der geologisch jüngeren Gymniten zu einer starken Einrollung der flachen, hochmündigen, äußerlich viel eher an *Pinacoceras* erinnernden Gehäuse, auf die Ungleichwertigkeit des Suspensivlobus von *Gymnites* und *Psiloceras*, endlich auf den verschiedenen Charakter der Sattelzacken in der Suturlinie beider Gattungen hin. Allerdings beziehen sich seine Einwendungen gegen einen genetischen Zusammenhang der Gymniten mit der Familie der *Aegoceratidae* mehr auf *Psiloceras* und *Schlotheimia* als auf *Aegoceras* s. s. K. v. Zittel, der zuerst (Handbuch der Paläontologie, II. Bd., 1885) der Ansicht von E. v. Mojsisovics beipflichtete, hat vorübergehend im Jahre 1895[3] die entgegengesetzte Auffassung akzeptiert, der zufolge *Gymnites* in der Tat als Stammform der liasischen Ägoceratiden anzusehen wäre, ist aber seither zu der ersten Auffassung zurückgekehrt,[4] indem er sich E. v. Mojsisovics in der Meinung anschloß,

---

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz, Abhandl der k. k. Geol. Reichsanstalt, X., p. 230.

[2] A. Hyatt, »Cephalopoda« in Zittel's Text-book of Palaeontology, English edition, London 1900, I., p. 557.

[3] Grundzüge der Paläontologie, 1. Aufl., p. 415.

[4] Grundzüge der Paläontologie, 2. Aufl., p. 445.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

daß die Ägoceratiden von Phylloceratiden abzuleiten seien. Der vollständige Übergang der Lobenlinie von *Mojsvarites Clio* zu *Psiloceras planorboide* und zu *Psiloceras calliphyllum* läßt in der Tat kaum eine andere Schlußfolgerung zu.

Einen Beitrag zu der Frage der Konvergenzerscheinungen zwischen *Gymnites* und den Ägoceratiden scheint mir eine neue Art von *Gymnites* aus dem indischen Muschelkalk zu liefern. Diese Art, die ich als *G. Mandiva* im fünften Bande der »Himálayan Fossils« (Part 2, Pl. XV, Fig. 1) beschrieben und abgebildet habe, stimmt in der Gestalt der gekammerten Teile des Gehäuses mit *G. incultus* Beyrich nahe überein. Auf der Wohnkammer dagegen erleiden Querschnittsverhältnisse und Skulptur eine sehr auffallende Abänderung. Der Querschnitt nimmt erheblich an Breite zu, wird viereckig, von flachen, nur gegen die Nabelregion mäßig gewölbten Seiten und einer breiten, abgeflachten Externseite begrenzt. Zugleich stellen sich auf den Flanken sehr kräftige, gerade verlaufende Querrippen ein, die am Marginalrande ihre größte Stärke erreichen und sich auf der Externseite ein wenig verbreitern, ohne dieselbe indessen zu überschreiten.

Durch diese Querschnittsverhältnisse und Skulptur im Wohnkammerbezirk der Röhre von *Gymnites Mandiva* entsteht eine ziemlich bedeutende äußere Ähnlichkeit mit *Aegoceras*. Aber auch die Zackung der Suturlinie erreicht nicht jenen Charakter reicher Zerschlitzung wie bei den hochentwickelten Vertretern der Gattung, z. B. bei *G. incultus* und *G. Palmai*, die vielfach verästelte Sättel mit zackigen, eckigen Endigungen besitzen. Bei *G. Mandiva* erhält nur der Externsattel durch die Entwicklung eines äußeren Seitenzweiges das Gepräge einer reicheren Zerschlitzung, sonst sind die breiten Sattelstämme lediglich durch tief einspringende Kerben mit elliptischen Blättern gegliedert, so daß auch der Gesamthabitus der Lobenlinie hier mehr als bei einem anderen Vertreter der Gattung *Gymnites* an *Psiloceras* erinnert. Der Suspensivlobus freilich trägt alle Merkmale des gleichen Suturelements bei *Gymnites* und nicht bei *Psiloceras*. Der zweite Laterallobus ist sehr deutlich individualisiert und erst der zweite Lateralsattel mit den Auxiliarloben zu einem schräge gegen die Naht abfallenden

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lobus verschmolzen. Überhaupt habe ich bei allen von mir bisher untersuchten Arten von *Gymnites* den zweiten Lateral-lobus stets wohl entwickelt und niemals mit den nachfolgenden Suturelementen zu einem einheitlichen Nahtlobus verschmolzen gefunden. Ich kann also der Ansicht von E. v. Mojsisovics, der in diesem Merkmal einen durchgreifenden Unterschied zwischen den Loben von *Gymnites* und *Psiloceras* erblickt, nur durchaus beipflichten, möchte jedoch an der Bezeichnung »Suspensivlobus« für den Nahtlobus von *Gymnites* gleichwohl festhalten, da auch der schräge herabhängende Nahtlobus der Gymniten das wesentliche Merkmal eines Suspensivlobus — Verschmelzung mehrerer ungleichwertiger Suturelemente, in diesem Falle des zweiten Lateralsattels mit den Auxiliaren — an sich trägt.

Eine auffallendere Konvergenz als zwischen *Gymnites* und gewissen Ägoceratiden *(Psiloceras, Aegoceras)* scheint auch zwischen *Entomoceras denudatum* Mojs. und der Gattung *Oxynoticeras* zu bestehen.

E. v. Mojsisovics [1] hat mit Recht auf die Ähnlichkeit der triadischen Art aus den oberkarnischen Subbullatus-Schichten des Salzkammergutes mit *Oxynoticeras oxynotum* Quenstedt hingewiesen. Das Gehäuse ist nahezu glattschalig, nur mit sehr schwachen Sichelrippen bedeckt und schärft sich allmählich zu einem schneidigen Externteil zu. In der Suturlinie erweist sich der Externlobus als sehr breit und tief, der Externsattel als doppelgipfelig, der zweite Lateralsattel als undeutlich individualisiert und mit der Reihe der Auxiliarloben verschmolzen.

»Das nahezu glattschalige Gehäuse« — sagt E. v. Mojsisovics — »und in noch weit höherem Grade die Loben erinnern so sehr an liasische Formen der Gattung *Oxynoticeras*, daß man sich versucht fühlt, diesen Gattungsnamen in Anwendung zu bringen.«

---

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstädter Kalke. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanstalt, VI/2, p. 291. Man vergleiche auch die Lobenlinie von *Platytes neglectus* Mojsisovics, ibidem VI/1, Taf. XXVII, Fig. 2, und die Bemerkungen, Supplementband, p. 333.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Übereinstimmung des *Eutomoceras denudatum* mit typischen Repräsentanten des Genus *Oxynoticeras* in Gestalt des Gehäuses, Skulptur und Lobenlinie ist in der Tat eine so weitgehende, daß die Frage, ob hier bloße Konvergenz oder eine engere phylogenetische Beziehung vorliegt, nicht von der Hand gewiesen werden kann. Man könnte allerdings als unterscheidendes Merkmal gegenüber *Oxynoticeras* den Besitz einer langen Wohnkammer bei *Eutomoceras* geltend machen, aber abgesehen davon, daß bei dem einzigen bekannten Exemplar von *E. denudatum* die Länge der Wohnkammer sich nicht mit Sicherheit ermitteln läßt, sind bei Ammonitengattungen des jüngeren Mesozoikums Unterschiede in der Wohnkammerlänge wohl kaum mehr als Unterscheidungsmerkmale erster Ordnung zu verwerten, die nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den betreffenden Gattungen ausschließen würden. Es sei in dieser Beziehung nur an das brevidome *Lytoceras* und den longidomen *Costidiscus* erinnert, zwei Gattungen, deren enge verwandtschaftliche Beziehungen wohl kaum in Frage gestellt werden dürften.

Die Zugehörigkeit von *Eutomoceras denudatum*, das übrigens von allen anderen Repräsentanten des Genus *Eutomoceras*, insbesondere im Bau der Suturlinie erheblich abweicht, zu *Oxynoticeras* könnte um so eher in Erwägung gezogen werden, als die Gattung *Oxynoticeras* zu den langlebigsten Ammonitengattungen des Mesozoikums gehört, die vom Lias bis in die untere Kreide hinaufreicht.[1]

Während bei *Eutomoceras denudatum* die Frage vorläufig offen bleiben mag, ob ein genetisch engerer Zusammenhang zwischen dieser Spezies und der Gattung *Oxynoticeras* oder lediglich eine Konvergenz sehr weitgehender Art besteht, scheint mir in einigen anderen Fällen eine Entscheidung im Sinne der ersteren Alternative gegeben werden zu sollen.

---

[1] Ich halte eine Abtrennung unterkretazischer Formen, z. B. des *Oxynoticeras catenulatum* von *Oxynoticeras* für nicht genügend begründet. Sie unterscheiden sich von den typischen Arten des Lias und Dogger nur durch unerhebliche Speziesmerkmale.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der erste der hier zu besprechenden Fälle betrifft die Beziehungen der arktischen Gruppe der *Ceratites geminati* (*Gymnotoceras* Hyatt) zu den obertriadischen Subgenera *Thisbites* und *Parathisbites* Mojs.

Schon E. v. Mojsisovics (l. c., p. 399) hat die Ähnlichkeit von *Gymnotoceras* und *Thisbites* betont. In dem von mir bearbeiteten Triasmaterial aus den Tropitenkalken von Byans findet sich eine Art, die ich als *Parathisbites nodiger* nov. sp. (Pl. XI, Fig. 21) beschrieben und abgebildet habe, die einer Spezies von *Gymnotoceras*, nämlich dem zuerst von Lindstroem[1] aus dem Daonellenkalk von Spitzbergen beschriebenen *Ceratites laqueatus* sehr nahe steht. Die Abbildung, die E. v. Mojsisovics[2] von dem Originalstück Lindstroem's gegeben hat, zeigt einen Ammoniten mit ceratitischen Loben, der ein Abbild des zwerghaften *Parathisbites nodiger* in gewaltig vergrößerten Dimensionen darstellt. In beiden sind sichelförmige Rippen und Marginalknoten das vorherrschende Skulpturelement. Dazu kommen auf der Wohnkammer einige plumpe Umbilikalknoten. Die Rippen überschreiten die flach gewölbte Externseite und den niedrigen Mediankiel in der Gestalt vorwärts gerichteter, scharf umrissener Externlappen. Diese Externlappen sind bei *Ceratites laqueatus* eine direkte Fortsetzung der Lateralrippe, genau wie bei *Parathisbites* und entsprechen keineswegs transitorischen Mundrändern oder Paulostomen, die von der Flankenskulptur unabhängig verlaufen, wie z. B. bei dem echten *Ceratites (Gymnotoceras) geminatus* Mojs. oder bei *C. Nathorsti* Mojs.

Ich bin der Meinung, daß die große Übereinstimmung des *Ceratites laqueatus* mit *Parathisbites nodiger* nicht als eine Konvergenzerscheinung aufzufassen sei, sondern möchte in *Ceratites laqueatus*, aus Bildungen vom Alter des Muschelkalkes, den unmittelbaren Vorläufer der obertriadischen Parathisbiten erblicken.

---

[1] Abhandl. der königl. schwedischen Akad. d. Wissensch., Stockholm, Bd. VI, Nr. 6, p. 5, Taf. II, Fig. 3, 4.

[2] E. v. Mojsisovics, Arktische Triasfaunen. Mém. de l'Acad. Impér. des sciences de St. Pétersbourg, 7ième sér., 1886, T. XXXIII, No. 6, p. 51, Taf. IX, Fig. 2.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Kaum weniger auffallend und wohl in dem gleichen Sinne zu deuten sind die Beziehungen zwischen *Buddhaites Rama* Diener und einer neuen Art von *Pinacoceras* aus dem Muschelkalk von Byans, die als *P. Loomisii* im zweiten Teile des fünften Bandes der »Himálayan Fossils« (Pl. XVII, Fig. 1–3) zur Abbildung gebracht wird.

In der älteren Literatur über die indische Trias ist wiederholt von Ammoniten die Rede, die mit dem bekannten *Carnites floridus* Wulf. der Ostalpen identifiziert werden. Ed. Suess, Salter und Stoliczka sind in den durch die weite Fassung des damals herrschenden Artbegriffes bei Cephalopoden wohl erklärlichen Irrtum einer solchen Identifizierung verfallen. E. v. Mojsisovics und ich haben gezeigt, daß der Name *Carnites floridus* vorwiegend zwei untereinander wesentlich verschiedenen Arten der Himalayatrias beigelegt worden ist, von denen die eine dem Muschelkalk angehört und der Gattung *Gymnites* nahe steht, während die andere aus karnischen Bildungen stammt. Ich habe im Jahre 1895 die erstere als *Buddhaites Rama* [1] beschrieben und von einer ziemlich beträchtlichen Zahl von Lokalitäten als ein wichtiges Leitfossil des indischen Muschelkalkes namhaft gemacht.

Buddhaites Rama, von dem mir ein reiches, zum Teil vorzüglich erhaltenes Material zur Untersuchung vorlag, schließt sich enge an *Gymnites* an. Er ist in seinen Jugendstadien ein echter Gymnit, mit langsam anwachsenden Windungen, einem mäßig weiten Nabel und gerundeter Externseite. Erst bei einer Windungshöhe von 8 *mm* treten sehr erhebliche Veränderungen ein. Die Höhe der Windung und die Involution nehmen rasch zu, der Nabel verengt sich und die Externseite wird schneidig zugeschärft. So entsteht im Alter eine auffallende Ähnlichkeit mit *Carnites* und noch mehr mit *Pinacoceras*.

Die Annäherung an *Pinacoceras* macht sich auch in der Ausbildung der Lobenlinie geltend. Wie viele Gymniten, besitzt auch *Buddhaites Rama* schon im Jugendstadium einen

[1] Himálayan Fossils, Vol. II, Pt. 2, Cephalopoda of the Muschelkalk, p. 59, Pl. XII, Fig. 2, Pl. XIII, Fig. 1, 2.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kräftig entwickelten äußeren Seitenast des Externsattels. Bei ausgewachsenen Exemplaren (Pl. XIV, Fig. 1) kann dieser Seitenast des Externsattels sich so weit individualisieren, daß er den Charakter eines Adventivelementes annimmt.

Im Muschelkalk von Byans hat sich nun ein sehr reiches Material von flachen, hochmündigen Ammoniten mit engem Nabel und messerscharfer Externseite gefunden, bei welchen die Individualisierung des Außenastes am Externsattel schon sehr frühe zur Bildung eines Adventivsattels fortschreitet. Diese Ammoniten, die in allen äußeren Merkmalen mit *Buddhaites Rama* übereinstimmen, müssen auf Grund des Besitzes eines echten Adventivelementes zu der Gattung *Pinacoceras* gestellt werden. Erwachsene Exemplare von *Pinacoceras Loomisii*, wie ich diese Art genannt habe, sind von *Buddhaites Rama* nur sehr schwer zu trennen. Die Ontogenie liefert allerdings Anhaltspunkte für eine solche Trennung, da auch die Zuschärfung der Externseite bei *Pinacoceras Loomisii*, ebenso wie das Auftreten des Adventivsattels sich schon in sehr frühen Wachstumsstadien einstellt.

Ich glaube, daß die Übereinstimmung von *Buddhaites Rama* und *Pinacoceras Loomisii* in allen wesentlichen Merkmalen — von den ersten Windungen abgesehen — nicht als Konvergenz betrachtet werden darf, sondern daß beide Formen in einem sehr engen genetischen Zusammenhange stehen. Schon E. v. Mojsisovics hat mit Recht darauf hingewiesen, daß auch eine andere Gattung der *Pinacoceratidae*, *Placites* (Gruppe des *Pinacoceras platyphyllum*) nahe Beziehungen zu *Gymnites subclausus* v. Hauer aufweist. Unter den echten Pinacoceraten ist es insbesondere die Gruppe des *Pinacoceras trochoides* Mojs. und in dieser selbst wieder *Pinacoceras aspidoides* Diener (Beiträge zur Geologie und Paläontologie Österreichs-Ungarns etc., Bd. XIII, p. 19, Taf. I, Fig. 5, 6), das in seiner Sutur — nur zwei Adventivloben, schräger Abfall der Suturlinie zur Naht — und in seiner Skulptur — Entwicklung einer Spiralleiste auf den Flanken — nahe Beziehungen zu *Gymnites* verrät. Wenn wir in *Gymnites* in der Tat den Vorläufer gewisser Pinacoceraten und in *Buddhaites* ein Übergangsglied zwischen *Gymnites* und *Pinacoceras* erblicken

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dürfen, dann würde sich die Enstehung der Adventivelemente bei diesen Formen allerdings in ganz anderer Weise vollziehen als in der von Noetling[1] bei dem untertriadischen *Sageceras multilobatum* geschilderten Art. Während bei *S. multilobatum* die Adventivelemente aus dem Externlobus, beziehungsweise aus dem im Externlobus sekundär entstandenen Mediansattel hervorgehen, entwickeln sie sich bei *Pinacoceras* aus dem Externsattel durch Abspaltung von Außenästen, die sich später individualisieren.

Schwieriger erscheint mir dagegen die Entscheidung der Frage, ob äußere Ähnlichkeit auf Konvergenz oder auf genetischen Beziehungen beruht, in einem anderen Falle, der in der paläontologischen Literatur bereits wiederholt zu Diskussionen Anlaß geboten hat. Dieser Fall betrifft die Beziehungen der Gattung *Beyrichites* Waagen zu der Gruppe der *Ptychites flexuosi.*

Die typische Art der Gattung *Beyrichites, B. reuttensis* Beyr. aus dem alpinen Muschelkalk, bietet in Gestalt und Skulptur die größte Analogie mit *Ptychites flexuosus* Mojs. F. v. Hauer[2] erzählt, wie er ganz zufällig in einem umfangreichen Material von Ptychiten aus dem bosnischen Muschelkalk von Han Bulog ein Exemplar fand, das auf Grund der Untersuchung der Lobenlinie sich als zu *Beyrichites reuttensis* gehörig erwies, in seiner Form und Ornamentierung jedoch von den Ptychiten, mit denen es zusammengeworfen worden war, nicht zu unterscheiden war. Auch ich habe mich auf Grund dieser Erfahrung F. v. Hauer's veranlaßt gesehen, bei der Untersuchung der Cephalopodenfauna der Schiechlinghöhe bei Hallstatt alle Exemplare von *Ptychites flexuosus* auf die Beschaffenheit ihrer Sutur zu prüfen, ehe ich die Abwesenheit von *Beyrichites* in jener Fauna zu konstatieren wagte.

Die Beschaffenheit der Suturlinie ist in der Tat das einzige Merkmal, das eine Unterscheidung beider äußerlich so

[1] F. Noetling, Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von *Sageceras multilobatum*. Palaeontographica. 51. Bd., Lief. 5, 6.

[2] F. v. Hauer, Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. I. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Bulog bei Sarajevo. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. LIX, p. 281.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ähnlicher Arten gestattet. Die Lobenlinie von *Beyrichites reuttensis* unterscheidet sich von jener der Ceratiten nur durch die brachyphylle Zerschlitzung der Sättel, die bis zu den Sattelköpfen hinauf gekerbt sind. Ferner mißt Philippi[1] dem Umstande, daß der Externsattel dem ersten Lateralsattel an Größe nachsteht, eine gewisse Bedeutung bei.

Die Ähnlichkeit im Habitus zwischen *Beyrichites* und *Ptychites* hat die Mehrzahl der Systematiker veranlaßt, nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen beiden Gattungen anzunehmen. E. v. Mojsisovics hat beide ursprünglich in die Abteilung der *Ammonea leiostraca* gestellt und dadurch *Beyrichites* (*Meekoceras* Mojs. non Hyatt) an einen von *Ceratites* sehr weit abstehenden Platz im Systeme verwiesen. K. v. Zittel ist ihm hierin gefolgt, aber später noch weiter gegangen, indem er *Ammonites reuttensis* Beyr. direkt mit der Gattung *Ptychites* vereinigte.[2] Erst Philippi hat den entgegengesetzten Standpunkt geltend gemacht und die Existenz näherer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen *Beyrichites* und *Ceratites* ausführlich zu begründen versucht. E. v. Mojsisovics[3] hat sich im Jahre 1902 der Meinung Philippi's angeschlossen, die *Meekoceratidae* aus der Sektion der *Ammonea leiostraca* ausgeschieden und an die *Ceratitoidea* angegliedert. Während Hyatt[4] der Ansicht v. Philippi's beitrat, hat sich v. Zittel ihr gegenüber ablehnend verhalten. Auch in der zweiten Auflage der Grundzüge der Paläontologie (p. 436) findet man *Beyrichites* bei der Familie der *Ptychitidae*, allerdings als ein selbständiges Genus, untergebracht. Auch F. Frech[5] faßt *Beyrichites* nur als eine ohne scharfe Grenze in *Ptychites* übergehende Untergattung auf.

---

[1] E. Philippi, Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. Paläont. Abhandl. von Dames und Koken, VIII, Heft 4, p. 111.

[2] K. A. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie, 1. Aufl., p. 406.

[3] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanst. VI/1, Supplementbd. p. 322.

[4] A. Hyatt, Cephalopoda, in Zittel's Text-book of Palaeontology, English edition, p. 556.

[5] F. Frech in F. Noetling, Die asiatische Trias, Lethaea geognostica, II. Teil, Bd. I, Stuttgart 1905, Erläuterungen zu Taf. 16.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es zeigt sich somit, daß *Beyrichites* in wesentlichen Merkmalen Übereinstimmung mit zwei weit abstehenden Gattungen *Ceratites* und *Ptychites* erkennen läßt. Inwiefern diese Ähnlichkeiten auf Verwandtschaft, beziehungsweise auf Konvergenz beruhen, soll an einer anderen Stelle näher auseinandergesetzt werden.

Auch die Frage, ob die überraschende Ähnlichkeit von *Anagymnites acutus* v. Hauer (Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Bulog bei Sarajevo. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl., Bd. LIX, p. 282, Taf. X, Fig. 6, XI, Fig. 2) aus dem bosnischen Muschelkalk und einiger verwandter Formen aus dem Muschelkalk des Himalaya mit *Japonites* Mojs. auf wirklicher Verwandtschaft beruht oder bloß als Konvergenz aufzufassen ist, wage ich nicht, mit Bestimmtheit zu beantworten. Auch über die Beziehungen von *Japonites* und *Anagymnites* Hyatt, ferner von *Halilucites* Diener (Gruppe des *Ceratites rusticus* v. Hauer) zu *Hungarites* soll an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden.

Eine ganz andere Gruppe von Konvergenzerscheinungen als die bisher besprochene habe ich bei dem Studium der Ceratiten des indischen Muschelkalkes kennen gelernt. Da sie bisher gänzlich unbekannt geblieben ist, verdient sie eine ausführliche Erörterung.

Wie ich in meiner Arbeit über die Cephalopoden des indischen Muschelkalkes gezeigt habe, spielen unter den Ceratiten der indischen Faunenprovinz Formen der Gruppe der *Ceratites circumplicati* die wichtigste Rolle. Sie übertreffen an Arten- und Induviduenzahl ganz erheblich die typischen Ceratiten der Gruppe der *nodosi* (im Sinne von Beyrich), von denen sie sich übrigens in mancher Hinsicht so weit entfernen, daß Philippi ihre Zugehörigkeit zu *Ceratites* als keineswegs sichergestellt betrachtet. Obwohl ich an der Vereinigung der *nodosi* und der indischen *circumplicati* in einer Gattung festhalte, habe ich doch in meiner letzten Arbeit über die Fauna des indischen Muschelkalkes den Unterscheidungsmerkmalen zwischen beiden Gruppen insofern Rechnung tragen zu sollen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geglaubt, als ich den indischen *Ceratites circumplicati* den Rang einer besonderen Untergattung zuerkenne, für die der Name *Hollandites* in Vorschlag gebracht wird.

Bei den ausgewachsenen Exemplaren verschiedener Arten von *Hollandites*, als dessen Typus der bekannte *Ceratites Voiti* Oppel zu betrachten wäre, und *Ceratites* s. s. kommt es zu einer merkwürdigen Konvergenzerscheinung, indem bei denselben die Tendenz besteht, die Skulptur der letzten Umgänge zu vereinfachen und auf einfache, aber sehr kräftige Flankenrippen zu reduzieren. Die Knoten, das vorherrschende Element in der Skulptur der inneren Windungen der *Ceratites nodosi*, gehen bei solchen Arten auf der Schlußwindung verloren. Die Skulptur der letzteren besteht dann aus einfachen, entfernt stehenden, nur an der Marginalkante zuweilen noch aufgetriebenen, niemals gegabelten Rippen und erinnert lebhaft an jene auf der Wohnkammer eines typischen *Ceratites nodosus* aus dem deutschen Muschelkalk. Aber auch bei einzelnen Vertretern der indischen *Ceratites circumplicati* erleidet die Skulptur des letzten Umganges Veränderungen in dem gleichen Sinne, so daß bei gänzlich abweichenden inneren Kernen sehr ähnlich gestaltete Wohnkammern zu stande kommen.

Das auffallendste Beispiel einer solchen Konvergenz ist das folgende.

In meiner Monographie der Cephalopoden des Muschelkalkes aus dem Himalaya (Himálayan Fossils, Vol. II, Pt. 2) findet man auf Taf. VI unter der Bezeichnung *Ceratites Vyasa* Diener zwei Ammoniten abgebildet, die durch langsam anwachsende Windungen und durch eine aus einfachen, gerade verlaufenden, sehr kräftigen, knotenfreien Rippen bestehende Skulptur des letzten Umganges charakterisiert sind. Nur an dem einen Stück sind die inneren Umgänge hinreichend freigelegt worden, um ein genaues Studium derselben zu ermöglichen. A. v. Krafft, der im Muschelkalk von Spiti ein großes Material solcher Ceratiten gesammelt hat, ist auf Grund einer Untersuchung desselben zu der Meinung geführt worden, daß hier zwei verschiedene Arten vorliegen, deren innere Um-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gänge differieren, während die Schlußwindung Übereinstimmung zeigt.[1] Die Bearbeitung des von der Direktion der Geological Survey of India nach dem Tode A. v. Krafft's mir zur Untersuchung überlassenen Fossilmaterials hat die Richtigkeit der Ansicht dieses verstorbenen jugendlichen Forschers durchaus bestätigt. Es sind indessen nicht nur zwei, sondern drei verschiedene Arten, die bei abweichendem Bau ihrer inneren Umgänge sich durch eine vollkommen gleichartig gestaltete Schlußwindung auszeichnen. Von diesen drei Arten gehören zwei der Formengruppe der *Ceratites nodosi*, eine der Gruppe der *Ceratites circumplicati* (*Hollandites*) an. Nur für die letztere kann der Name *Ceratites Vyasa* aufrecht erhalten bleiben. Die inneren Windungen derselben sind vollständig knotenfrei. Ihre Skulptur wird von zahlreichen gerade verlaufenden oder schwach sichelförmig gekrümmten Rippen von sehr ungleicher Stärke gebildet. Die meisten Rippen bleiben ungespalten, doch findet gelegentlich eine Bifurkation in der Umbilikalregion statt. Die Rippen sind breit und oben gerundet, niemals zugeschärft. Bis zu einem Schalendurchmesser von 40 *mm* findet keine Unterbrechung der Flankenskulptur auf dem Externteil statt, sondern die Rippen überschreiten den letzteren, ohne eine Abschwächung zu erfahren.

Die zweite Art mit vollkommen übereinstimmender Schlußwindung ist *Ceratites Devasena* (Himálayan Fossils, Vol. V, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 4). Die inneren Umgänge derselben erinnern an *Ceratites Thuilleri* Oppel, doch ist der Querschnitt stärker komprimiert und die Externseite schmäler und dachartig gestaltet. Drei Knotenreihen sind deutlich entwickelt, doch verschmelzen manchmal die Umbilikal- und Lateralknoten zu einem einzigen größeren Knoten, insbesondere in den innersten Teilen des Kernes. Die Rippen sind breit und plump. Häufig, doch nicht regelmäßig tritt Spaltung der Rippen in den Lateralknoten ein. Die Zahl der Marginalknoten ist jedoch niemals doppelt so groß als jene der Lateralknoten.

[1] A. v. Krafft, in General Report Geol. Survey of India for 1898/99, p. 20.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die dritte Art endlich, die im Alter vollkommen die Gestalt und Skulptur der beiden vorhergehenden annimmt, ist *Ceratites truncus* Oppel (*C. horridus antea*).[1]

Oppel kannte von dieser Art nur ein sehr dürftiges, aus vier Luftkammern bestehendes Bruchstück. Aus den Aufsammlungen Hayden's im Muschelkalk von Spiti ist mir eine größere Zahl vollständig erhaltener Exemplare bekannt geworden. Ihr Studium lehrt, daß die von Oppel beschriebene Skulptur — einfache, kräftige, ziemlich weit voneinander abstehende Radialrippen mit schwachen Lateralknoten und sehr starken Marginaldornen — auf den der Wohnkammer vorangehenden Teil des letzten Umganges beschränkt ist. Die inneren Kerne dagegen tragen die typische Ornamentierung der *Ceratites nodosi*. Eine erste Knotenreihe steht auf dem Umbilikalrande. Von diesen Knoten strahlen Radialrippen aus, die sich in der Regel in sehr starken Lateralknoten gabeln. Da außerdem auch Schaltrippen vorkommen, die nur am Rande geknotet sind, so ist die Zahl der Marginalknoten auf den innersten Windungen stets mindestens doppelt so groß als jene der Lateralknoten.

Diese Normalskulptur eines Ceratiten aus der Formengruppe des *C. binodosus* hält nur bis zu einem Schalendurchmesser von 40 *mm* an. In späteren Wachstumsstadien nimmt allmählich die Dichotomie der Rippen ab, die Umbilikalknoten verschwinden ganz, die Lateralknoten werden schwächer, während die Marginalknoten sich zu echten, spitzen Dornen umgestalten, bis endlich jene Phase der Skulptur erreicht ist, die das von Oppel abgebildete Bruchstück aufweist. Auf der Wohnkammer altersreifer Exemplare endlich findet eine weitere Abschwächung der Knoten statt, so daß die Skulptur jener der Wohnkammer von *Ceratites Devasena* und *C. Vyasa* sich außerordentlich nähert.

Die Unterschiede in der Skulptur der inneren Kerne und der erwachsenen Individuen von *Ceratites truncus* sind so auffallend, daß ohne die Kenntnis der vollständigen Gehäuse

[1] A. Oppel, Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum des kgl. bayr. Staates, Stuttgart 1865, p. 292, Taf. 86, Fig. 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

niemand eine Identifizierung beider vorzunehmen wagen könnte. In der Tat ist erst auf Grund des heute vorliegenden Materials ein Urteil über die systematische Stellung dieses Ammoniten möglich. E. v. Mojsisovics[1] hatte denselben der Formengruppe der arktischen *Ceratites subrobusti* zugeteilt. Der Charakter der inneren Windungen, die dem Typus der *Ceratites binodosi* entsprechen, zeigt, daß *Ceratites truncus* unter den Vertretern der Gattung *Ceratites* s. s. seinen Platz finden muß.

Diese Erfahrungen lehren, daß bei Ceratiten, die wesentlich abweichenden Formengruppen angehören, doch im altersreifen Zustand eine überraschende Ähnlichkeit in der Gestalt und Skulptur des Gehäuses sich herausbilden kann, die wohl nur als eine Konvergenzerscheinung zu deuten ist. Für den Paläontologen ergibt sich aus dieser Tatsache die unangenehme Konsequenz, daß Wohnkammerfragmente indischer Muschelkalk-Ceratiten ohne die dazu gehörigen Kerne zumeist unbestimmt bleiben müssen. Es ist beispielsweise unmöglich, über die systematische Stellung von Fragmenten, wie *Ceratites onustus* Oppel oder *Ceratites Blanfordi* Salter, Klarheit zu gewinnen. Diese Namen werden stets ein Ballast in der Nomenklatur indischer Triascephalopoden bleiben.

Ein zweites bemerkenswertes Beispiel einer ähnlichen Art von Konvergenz bieten *Ceratites Ravana* Diener (Himálayan Fossils, Vol. II, Pt. 2, Pl. II, Fig. 5, Vol. V, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 7) und *Ceratites Padma* Diener (ibid. Vol. V, Pt. 2, Pl. V, Fig. 4). Der erstere gehört der Formengruppe der *Ceratites circumplicati (Hollandites)*, der letztere jener der *Ceratites nodosi* an. Die äußere Windung von *Ceratites Padma* trägt alle typischen Merkmale der Ornamentierung von *Hollandites* — enge stehende, schwach sichelförmige Rippen, die in zarten Umbilikalknoten entspringen — und stimmt auf das genaueste mit jener von *H. Ravana* überein. Der innere Kern dagegen ist durchaus abweichend gestaltet. Er erinnert an jenen von *C. truncus* Oppel und von *C. brembanus* Mojs. Wie bei dem letzteren stehen Lateral- und Umbilikalknoten sehr nahe

[1] E. v. Mojsisovics, Arktische Triasfaunen, l. c., p. 21.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aneinander. Die Lateralknoten sind sehr groß und geben häufig zu Rippenspaltungen Veranlassung. Umbilikal- und Marginalknoten sind nur schwach entwickelt.

Der interessanteste mir bekannt gewordene Fall hieher gehöriger Konvergenzerscheinungen betrifft die sibirische und indische Formenreihe der *Ceratites subrobusti (Keyserlingites* Hyatt).

Im Jahre 1897 habe ich ein großes Exemplar eines Ceratiten, das, wie sich später herausgestellt hat, aus dem unteren Muschelkalk des Shalshal Cliff stammte, mit der bezeichnenden Art der Olenekstufe Sibiriens *Ceratites subrobustus* v. Mojsisovics identifiziert.[1] Von diesem Stück lagen bei einem Durchmesser von 178 *mm* der größte Teil der Wohnkammer und der gekammerte Teil der Schlußwindung nebst einer kurzen Partie des vorletzten Umganges in vorzüglicher Erhaltung vor, während die übrigen Teile des inneren Kernes innerhalb des verhältnismäßig engen Nabels (Nabelweite 52 *mm*) der Beobachtung entzogen waren. Alle Merkmale des einzigen mir vorliegenden Stückes stimmten in vorzüglicher Weise mit den wesentlichen Merkmalen von *Ceratites subrobustus* überein, ja die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen aus den Olenekschichten, die von E. v. Mojsisovics in jener Art vereinigt worden waren, erwiesen sich als entschieden erheblicher als die Differenzen gegenüber der Form vom Shalshal Cliff, die ungefähr eine Mittelstellung zwischen den beiden von E. v. Mojsisovics auf Pl. V und Pl. IV, Fig. 2, abgebildeten sibirischen Exemplaren einzunehmen schien.

E. v. Mojsisovics, der im Jahre 1897 kein Bedenken getragen hatte, auf Grund persönlicher Inaugenscheinnahme des Stückes vom Shalshal Cliff meine Identifizierung zu bestätigen, glaubte, dasselbe später als eine geologisch jüngere Art von *Ceratites subrobustus* abtrennen und mit einem besonderen Namen — *Ceratites Dieneri* — belegen zu sollen.

»Bei dieser bereits differenzierten Art« — sagt er[2] — »sind die Dornen, welche bei der geologisch älteren Form, dem

[1] Himálayan Fossils, Vol. II, Pt. 1, p. 20, Pl. XVI, Pl. XIX, Fig. 2.

[2] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanst., VI/1, Supplement, p. 328.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ceratites subrobustus, noch auf dem Nabelrande standen, wie bei *Ceratites Bungei*, auf die Flanken hinaufgerückt, so daß sie als Lateraldornen angesehen werden müssen. Von diesen Lateraldornen ziehen, wie bei *Ceratites Bungei*, Rippen in gerader Richtung bis zur Naht abwärts. Es bieten daher die erwähnten Ceratiten bereits ganz und gar das Bild des Binodosentypus dar und haben wir daher unter den Ceratiten aus der Gruppe des *C. subrobustus* zweierlei Variationsrichtungen zu unterscheiden, nämlich:

a) die Formen mit ausgesprochenen Umbilikaldornen, wie *Ceratites Middendorffi* Keyserl., *C. Schrenki* Mojs., *C. Vega* Oeberg, *C. Nikitini* Mojs. und

b) die Formen mit Lateraldornen und Rippenfortsätzen bis zur Naht, zu welchen *Ceratites Bungei* Mojs., *C. Dieneri* und zwei unbenannte Formen aus dem Himalaya gehören.

Der Typus mit den Umbilikaldornen ist offenbar der ältere, aus welchem der Typus mit Lateraldornen hervorgegangen ist. *Ceratites subrobustus* ist eine Zwischenform, bei welcher der erste Lateralsattel, so wie bei *C. Bungei* und *C. Dieneri*, mit den Umbilical-, respektive Lateraldornen zusammenfällt.«

In dem von A. v. Krafft im unteren Muschelkalk von Kumaon und Spiti gesammelten Cephalopodenmaterial spielen Formen aus der Gruppe der *Ceratites subrobusti* eine wichtige Rolle. Von *Ceratites Dieneri* stand mir eine genügend große Zahl von Exemplaren zur Verfügung, um die Ontogenie dieser Art bis zu einem Schalendurchmesser von 15 *mm* in allen Entwicklungsphasen zu studieren. Ich stehe nicht an zu erklären, daß ich aus dem Studium der erwachsenen Exemplare kaum hinreichende Anhaltspunkte für eine spezifische Trennung des *C. Dieneri* von dem echten *C. subrobustus* gewonnen hätte. Ein wirklicher Unterschied in der Lage der Hauptdornen bei beiden Arten, wie ihn E. v. Mojsisovics voraussetzt, ist mir nicht ersichtlich geworden. In dem großen Wohnkammerexemplar aus den sibirischen Olenekschichten, das E. v. Mojsisovics auf Taf. V seiner Monographie der arktischen Triascephalopoden abgebildet hat, ist die Lage der Hauptdornen genau dieselbe wie bei meinem Originalstück

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aus dem Muschelkalk des Shalshal Cliff. Kurze Rippen strahlen von diesen Dornen gegen die Naht hin aus. Da jede Andeutung eines Nabelrandes in der Peripherie der röhrenförmig abgerundeten Schlußwindung fehlt, so ist es lediglich Sache des Übereinkommens, ob man diese Dornen als umbilikale oder laterale bezeichnen will. Zwischen den ausgewachsenen Exemplaren sibirischer und indischer Repräsentanten der *Ceratites subrobusti* fehlen meiner Überzeugung nach unterscheidende Merkmale, die eine spezifische Trennung begründen könnten. Wohl aber sind solche, und zwar von sehr bedeutungsvoller Art an den inneren Kernen zu konstatieren.

Die Ontogenie der sibirischen *Ceratites subrobusti* ist durch E. v. Mojsisovics insbesondere an *C. Middendorffi* Keys. (Taf. II, Fig. 13) klargestellt worden. Die Übereinstimmung der Jugendformen dieses Ammoniten mit erwachsenen Exemplaren der Gruppe der *Dinarites spiniplicati* (*Olenekites* Hyatt) läßt die Annahme berechtigt erscheinen, daß die direkten Vorfahren von *Keyserlingites* Hyatt — dieser Name als subgenerische Bezeichnung für die arktischen *Ceratites subrobusti* besitzt vor *Robustites* Philippi die Priorität — spiniplikate Dinariten waren. Auf alle Fälle besteht zwischen *Olenekites* und *Keyserlingites* ein sehr enger phylogenetischer Zusammenhang, der sich schon in der Tatsache ausspricht, daß eine scharfe Grenze zwischen beiden Formengruppen überhaupt nicht existiert, gewisse Typen sogar fast mit gleichem Rechte der einen oder der anderen zugewiesen werden dürfen.

Der Gang der Entwicklung bei *Ceratites Dieneri* aus dem unteren Muschelkalk des Himalaya, wie ich ihn an zwei Exemplaren aus den Aufsammlungen A. v. Krafft's feststellen konnte, ist ein durchaus verschiedener. Die letzte mit der Wohnkammer versehene Windung und die vordere Hälfte des vorletzten Umganges zeigen die typische Skulptur der Keyserlingiten, große Umbilikal- oder Lateraldornen, von denen kurze Rippen gegen die Naht und breite dichotome Rippen gegen den Externteil ausstrahlen. Diese Rippen überschreiten den Externteil, ohne eine Unterbrechung zu erfahren. Das letztere Merkmal findet sich in der gleichen Ausbildung auch bei sibirischen Keyserlingiten, z. B. bei *K. Middendorffi*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Keyserl. und bei *K. subrobustus* v. Mojsisovics (l. c. Taf. VI, Fig. 1). Der Querschnitt der Röhre ist auf dem gekammerten Teile der Schlußwindung und in der vorderen Hälfte des vorletzten Umganges fast kreisrund. Die Hauptdornen entsprechen in ihrer Stellung dem Durchmesser des Querschnittes. Zugleich bilden sich auf der Schlußwindung Marginalknoten heraus und in der Wohnkammer individualisiert sich der Externteil durch allmähliche Abflachung und Herausbildung eines stumpf gerundeten Marginalrandes.

Eine bemerkenswerte Änderung in der Gestalt und Skulptur des Gehäuses läßt sich am Beginne der vorletzten Windung beobachten. Die von der letzten Kammerscheidewand bis dahin im Querschnitt kreisrund gestaltete Röhre erhält allmählich einen trapezförmigen Querschnitt, wobei die Seiten des Trapezes allerdings zunächst noch stark gerundet bleiben. Ein breit gerundeter Externteil beginnt sich von den Flanken loszulösen, die noch stark konvex sind und in einer ununterbrochenen Kurve von der Naht her ansteigen. Die Demarkationslinie zwischen Flanken und Externteil fällt mit dem größten Durchmesser der Windung zusammen. Entlang dieser Linie sind die primären Dornen angeordnet, die den Hauptdornen des Gehäuses am erwachsenen Individuum entsprechen. Von ihnen gehen noch immer kräftige, dichotome Rippen aus, die den Externteil überschreiten. Gelegentlich treten auch Schaltrippen hinzu. Die stark gewölbten Flanken sind fast glatt, nur durch kurze faltenförmige Anschwellungen gegliedert, die von den Dornen ausstrahlen, aber erlöschen, noch ehe sie die Naht erreicht haben.

Auf der drittletzten Windung, beziehungsweise dem inneren Kern, der einem Schalendurchmesser von 22 *mm*, gegenüber einem erwachsenen Exemplar von 153 *mm* entspricht, ist der Kontrast zwischen Externteil und Flanken noch sehr erheblich verschärft. Die Externseite ist beinahe flach geworden und von den mäßig gewölbten Flanken durch eine stumpfe Marginalkante geschieden. Der Querschnitt ist nun streng trapezförmig. Sein größter Durchmesser fällt mit dem Abstand der Marginalkanten zusammen. In der Skulptur macht sich der Unterschied der schwach berippten Seitenteile und des reich verzierten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Externteiles in auffallender Weise geltend. Noch immer zieren Dornen den Marginalrand. Sie haben allmählich eine spiral verlängerte Gestalt angenommen. Von ihnen gehen kräftige Rippen aus, die halbmondförmig geschwungen, mit vorwärts gerichteter Konvexität den Externteil übersetzen. Es tritt dadurch eine nicht geringe äußere Ähnlichkeit dieser Kerne mit erwachsenen Exemplaren von *Sibirites Prahlada* Diener hervor. In der Tat hat die irrige Bestimmung solcher Kerne als *Sibirites Prahlada* A. v. Krafft und Hayden zu der falschen Ansicht geführt, daß das Lager des *Sibirites Prahlada* nicht in dem Brachiodenhorizont der *Rhynchonella Griesbachi*, sondern in einem höheren Niveau des unteren Muschelkalkes zu suchen sei.

Wenn wir von der Berippung des Externteiles absehen, so zeigt der innere Kern von *Ceratites Dieneri* am ehesten zu Vertretern der Gattung *Tirolites* Beziehungen in seiner Gestalt und Skulptur, etwa zu *Tirolites Haueri* Mojs. oder zu *Tirolites turgidus* Kittl.[1]

Alle hier erörterten Entwicklungsphasen von *Ceratites Dieneri*, die ich bis zu einem Schalendurchmesser der inneren Kerne von 15 *mm* feststellen konnte, sind auf Taf. XI meiner Arbeit über die Fauna des indischen Muschelkalkes (Himálayan Fossils, Vol. V, Pt. 2) zur Abbildung gebracht worden, so daß sich auf diese Weise die ganze Ontogenie dieser interessanten Art Schritt für Schritt verfolgen läßt.

Wir sehen, daß die Entwicklung des *Ceratites Dieneri* ein *Tirolites* ähnliches Stadium durchläuft. Der Querschnitt der inneren Kerne ist viereckig und von Flanken und einer Externseite begrenzt, die scharf gegeneinander abgesetzt sind. Die primären Dornen und der größte Durchmesser des Umganges fallen in die Externkante. Deutliche Rippen sind auf den Externteil beschränkt. In der vorletzten Windung nimmt die Individualisierung der Flanken und des Externteiles allmählich ab, das Gehäuse wird röhrenförmig, der Querschnitt beginnt sich zu runden. Noch immer aber entspricht die Stellung der

---

[1] E. Kittl, Die Cephalopoden der oberen Werfener Schichten von Muć. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanst., XX, p. 56, 59, Taf. IX, Fig. 8—13, Taf. X, Fig. 7, 8.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

primären Dornenreihe der Lage des größten Durchmessers der Windung. Die Veränderung in der Gestalt des Windungsquerschnittes kommt dadurch zu stande, daß der Externteil, der im innersten Kern flach ist, eine stetig zunehmende Auftreibung erfährt, so daß er an dem distalen Ende der vorletzten Windung schon die größere Hälfte der Röhre einnimmt. Aus dieser ursprünglichen Externseite des inneren Kernes bilden sich nun auf der Schlußwindung zwei gesonderte Elemente heraus. Beide werden getrennt durch eine stumpf gerundete Kante, die der Lage der sekundären Dornen entspricht, die auf den Spaltrippen außerhalb der primären Spirale der Hauptdornen sich einstellen. Durch diese Kante werden auf der Wohnkammer altersreifer Individuen ein flach gerundeter Externteil und mäßig gewölbte Flanken geschieden, auf denen die primären Hauptdornen sich befinden.

Es geht aus dieser Untersuchung hervor, daß die Flanken der Wohnkammer und die Flanken des inneren Kernes keineswegs die gleiche morphologische Bedeutung besitzen, vielmehr sehr ungleichwertige Elemente der Röhre des Gehäuses darstellen. Die Flanken der Wohnkammer haben sich aus dem Externteil des Kernes gebildet. Die Flanken des inneren Kernes sind daher gleichwertig der Nabelwand des altersreifen Exemplars, Flanken und Externteil des letzteren zusammen dagegen gleichwertig dem Externteil des inneren Kernes im Bereiche der drittletzten Windung.

Es ist daher kaum gerechtfertigt, die primären Hauptdornen auf den inneren Umgängen als Marginaldornen zu bezeichnen und als ein den Randdornen von *Tirolites* homologes Skulpturelement zu betrachten. Direkt falsch wäre es zu sagen, diese Dornen hätten allmählich im Laufe des Wachstums der Schale ihre Stellung verändert und wären aus Marginaldornen zu Lateral- oder Umbilikaldornen geworden. Gerade die Stellung der primären Dornen ist vielmehr durch alle Wachstumsstadien hindurch die gleiche geblieben. Vollständig verändert haben sich dagegen die morphologischen Elemente der Röhre. Die Flanken der innersten Umgänge sind auf der Schlußwindung zu einer niedrigen Nabelwand reduziert worden, aus dem breiten, flachen Externteil des inneren Kerns aber haben sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Externteil und Flanken der jüngeren Teile des Gehäuses herausgebildet. So ist auch die Externskulptur der Jugendwindungen allmählich zur Lateralskulptur des altersreifen Individuums geworden.

Mit den weitgehenden Veränderungen in den Querschnittsverhältnissen und der Skulptur fällt auch eine erhebliche Veränderung in der Involution der Schale zusammen. Auf der Schlußwindung erwachsener Exemplare beträgt die Involution fast die halbe Höhe des vorletzten Umganges. Je flacher die Externseite sich gestaltet, desto weniger weit umfassen die Umgänge einander. An dem inneren Kern treten sie miteinander nur eben noch in Berührung, ohne sich zu umfassen. Diese Änderung in den Involutionsverhältnissen beruht ausschließlich auf der Veränderung, die die Externseite des Kerns in den nachfolgenden Wachstumsstadien durch Auftreibung und Herausbildung neuer Seitenteile erfährt. Die Involutionsspirale selbst bleibt ganz unverändert. Sie fällt während aller Wachstumsstadien genau mit der Spirale der primären Hauptdornen zusammen.

Es braucht kaum betont zu werden, wie weit diese Entwicklung des *Ceratites Dieneri* von jener der arktischen Keyserlingiten abweicht und wie grundverschieden die inneren Kerne des ersteren von spiniplikaten Dinariten sind. An phylogenetische Beziehungen zwischen *Ceratites Dieneri* und *Olenekites* ist nicht einen Augenblick zu denken. Will man an der Vereinigung der sibirischen und indischen Formen in der Untergattung *Keyserlingites* festhalten, so darf man sich über die polyphyletische Natur dieser Untergattung keiner Täuschung hingeben. Wir hätten dann in *Keyserlingites* zwei Stämme mit sehr verschiedenen Wurzeln vertreten, deren außerordentliche Ähnlichkeit in der äußeren Erscheinung nur auf einer in ihrer Art unter den Ammoniten bisher einzig dastehenden Konvergenz beruht.